

DIE ZUSAMMENSETZUNG DER STAPHYLINIDENFAUNA (COLEOPTERA) UNTER VERSCHIEDENEN UMWELT- BEDINGUNGEN

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung
der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
ERIK H. A. WUNDERLICH
von Zürich und Iseltwald BE

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. Hans Burla

Zürich 1981
Zentralstelle der Studentenschaft

1982

DIE ZUSAMMENSETZUNG DER
STAPHYLINIDENFAUNA
(COLEOPTERA)
UNTER VERSCHIEDENEN UMWELT-
BEDINGUNGEN

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung
der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

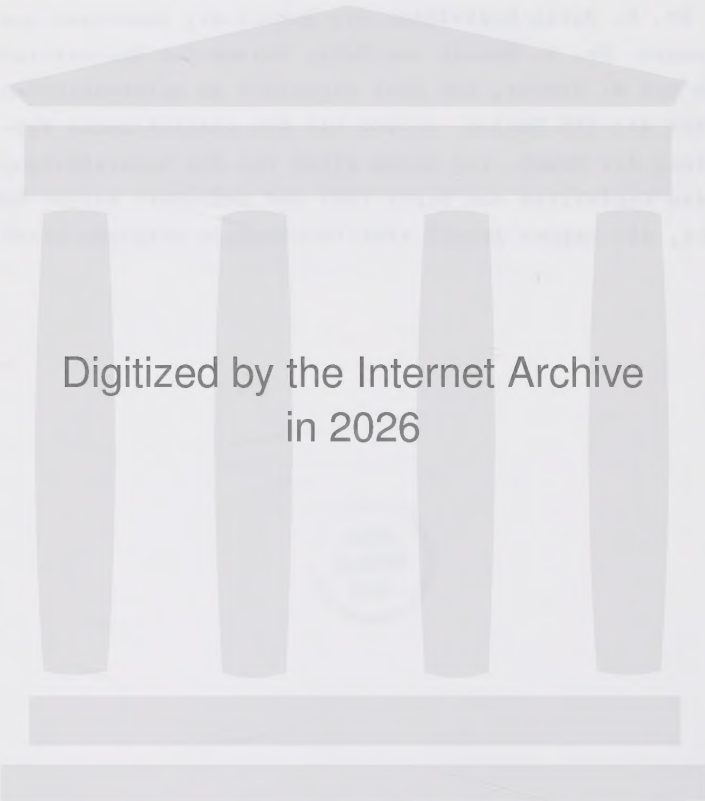
von
ERIK H. A. WUNDERLICH
von Zürich und Iseltwald BE

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. Hans Burla

Zürich 1981
Zentralstelle der Studentenschaft



Prof. Dr. H. Burla begleitete die Arbeit mit Interesse und Anregungen. Dr. G. Bächli vom Zool. Museum der Universität Zürich und W. Stahel, zur Zeit Assistent am mathematischen Institut der ETH Zürich, halfen bei der statistischen Verarbeitung der Daten. Ich danke allen für die Unterstützung, auch den Landwirten von Birri (AG) und besonders meiner Frau Margrit, die meiner Arbeit viel Verständnis entgegen brachten.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	1
Material und Methoden	2
Ergebnisse	10
1. Rohdaten	10
2. Die Lebensgemeinschaften in verschiedenen Biotopen	13
2.1. Die Abundanzen der Tier- und Pflanzenarten in verschiedenen Biotopen	14
2.2. Die Beziehung zwischen Pflanzendiversität und Käferdiversität	17
2.3. Die Ueberlappung der Arten in verschiedenen Biotopen	18
3. Zusammenhänge zwischen der Artenzusammensetzung der Vegetation und der Staphylinidenfauna	20
4. Der Einfluss abiotischer Umweltfaktoren auf die Staphylinidenfauna	23
4.1. Der Einfluss einzelner Nischendimensionen auf die Gesamtdiversität	24
4.2. Arten mit gleicher ökologischer Bindung	28
4.3. Optimum- und Vorzugsbereiche der Artengruppen entlang einzelner Nischendimensionen	32
Diskussion	34
1. Die Lebensgemeinschaften in verschiedenen Biotopen	34
2. Abiotische Faktoren, die die Zusammensetzung der Staphylinidenfauna beeinflussen	37
Zusammenfassung	40
Literaturverzeichnis	41

EINLEITUNG

Wie stark ökologische Zwänge eine Lebensgemeinschaft nach ihrer Anzahl Arten und ihren Häufigkeiten determinieren, haben ältere und neuere Studien gezeigt (SIMBERLOFF und WILSON, 1969; HEATWOLE und LEVINS, 1972). Dementsprechend liessen auch die Untersuchungen der Carabiden- und Araneenfauna von MAURER (1973) die Vermutung aufkommen, dass durch Düngung die Zusammensetzung der Arthropodenfauna verändert würde. Dieser Verdacht gab den Anstoss zur vorliegenden Arbeit. Ich übernahm die Aufgabe, in einem etwa sechs Hektaren grossen Areal des schweizerischen Mittellandes die Artenzusammensetzung der Käferfamilie Staphyliniden, Kurzdeckflügler, exemplarisch und gleichzeitig unter verschiedenen Düngungsbedingungen zu untersuchen. Auf kleinem Raum fand ich zwei gedüngte Fettwiesen, zwei Streuwiesen (Molinietum) und einen Wald. In diesen drei Biotopen beachtete ich aber noch andere ökologische Merkmale.

MATERIAL UND METHODEN

Wahl und Bestimmung der Arten

Untersuchungen über das Vorkommen von Insekten unter verschiedenen Umweltbedingungen wurden beispielsweise mit Carabiden (LAUTERBACH, 1964; THIELE, 1964, 1968; STEIN, 1967; MAURER, 1973), Orthopteren (ROEBER, 1949, 1951; OSCHMANN, 1973) und Drosophiliden (SHORROCKS, 1974, 1975) durchgeführt, nur selten mit Staphyliniden (TISCHLER, 1948, 1958; RENKEN, 1955; EGHTEDAR, 1968; KOSKELA, 1972; MAURER, 1973; SOLHØY et al., 1975). Vermutlich sind die Schwierigkeiten bei der Artbestimmung und die Kleinheit der Tiere Gründe für die Vernachlässigung dieser Familie.

Die Familie Staphyliniden zählt zu den am höchsten evoluierten Käferfamilien (BLUM, 1976) und zeichnet sich durch eine grosse Artenvielfalt aus (FREUDE et al., 1964). Die aus der Artenfülle resultierenden Konkurrenzverhältnisse führten zu extremen Spezialisierungen (SEEVERS, 1965), die sich etwa in der vielgestaltigen Ausbildung der Mundwerkzeuge widerspiegeln. Mehrere Arten sind direkt oder indirekt abhängig von bestimmten Pflanzen oder Pflanzengesellschaften (BENICK, 1952; KOSKELA, 1972), indem spezialisierte Pflanzenfresser zu ihren Beutetieren gehören. Die meisten Staphyliniden sind räuberisch und halten sich mehrheitlich in der Streuschicht jagend auf (FREUDE et al., 1964). Ihre schlanke Form und das bei den meisten Arten unbedeckte, bewegliche Abdomen verleiht ihnen eine hervorragende Fortbewegungsfähigkeit im Pflanzendickicht und in Erdspalten; ihre Lebensräume unterscheiden sich deshalb von jenen der Carabiden. Trotz der Reduktion der derben Deckflügel (Elytren) sind die häutigen Hinterflügel (Alae) bei den meisten Arten vollständig entwickelt; diese Arten sind gute Flieger mit entsprechend guter Diffusionsfähigkeit.

Anfänglich berücksichtigte ich sämtliche Staphyliniden, liess aber die Unterfamilie Aleocharinae aus, da deren Arten, von

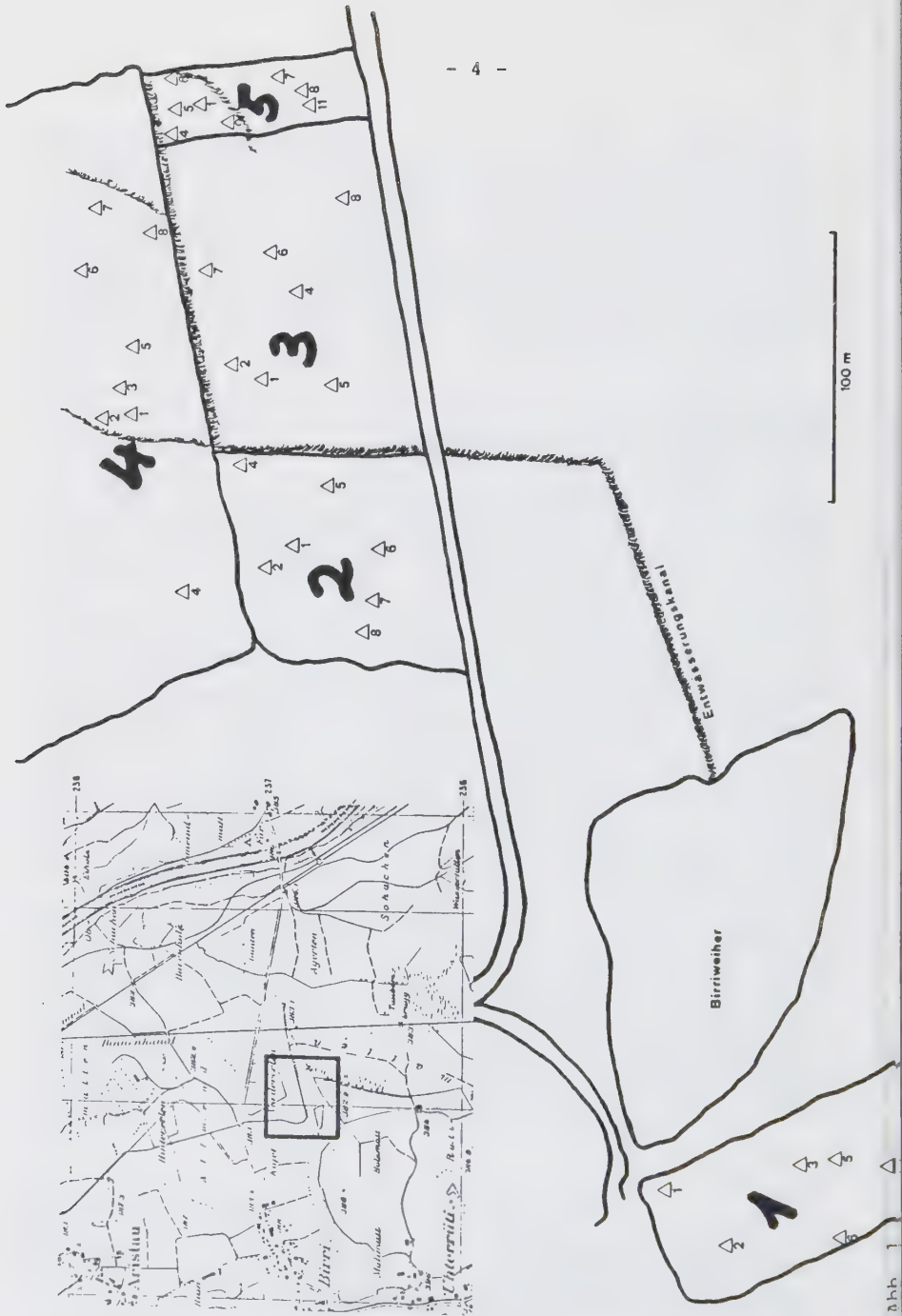
Einzelfällen abgesehen, nur von erfahrenen Kennern bestimmt werden können. Schliesslich beschränkte ich mich auf die zwanzig häufigsten Arten. Ich bestimmte sie nach FREUDE et al. (1964) und griff vergleichshalber auch auf REITTER (1908) zurück. Die Arten der Gattung *Stenus* Latr. werden bereits mit den neuen, von PUTHZ (1978, persönliche Mitteilung) angegebenen Namen aufgeführt.

Untersuchungsgebiet und Sammelgut

Abb. 1 zeigt das Untersuchungsgebiet. Es umfasst in fünf Arealteilen drei Biotope: Die Teile 1 und 5 sind Fettwiesen (wobei in 1 die *Lolio* (multiflori) - *Arrhenatheretum* *cirsiosum*-Assoziation überwiegt und in 5 die *Lolio* (multiflori) - *Arrhenatheretum* *typicum*), 2 und 3 sind Streuwiesen (hauptsächlich mit *Stachyo-Molinietum* *typicum* und *Valeriano-Filipenduletum* *Carex elata*-Ausbildung, in 3 kommt ausserdem die *Carex acutiformis*-Ausbildung vor; entlang des Waldrandes finden sich jeweils *Caricetum* *elatae*-Assoziationen) und Arealteil 4 ist ein Waldstück (wobei die eine Hälfte als *Ulmo-Fraxinetum* *listerotum*-Assoziation ausgebildet ist und die andere als *Pruno-Fraxinetum*-Assoziation mit Uebergängen zur *Carici* (*elongatae*)-*Alnetum*-Assoziation. *)

In jedem Arealteil wurden sieben bis acht Plätze nach Zufall bestimmt, indem über die Parzellen ein Raster gelegt und von einem Nullpunkt ausgehend mit einem Paar Zufallszahlen ein Koordinatenpunkt festgelegt wurde. Dieser konnte im Feld mit der entsprechenden Anzahl Schritte gefunden werden. An jedem Platz wurden in einem gleichseitigen Dreieck von einem Meter

*) Ich danke Herrn Dr. B. Krüsi und insbesondere Herrn Prof. Dr. F. Klötzli vom Geobot. Institut, ETZH, für die pflanzensoziologische Zuordnung (KLOETZLI, 1969; ELLENBERG + KLOETZLI, 1972; DIETL, 1979).



Seitenlänge drei Fallen nach BARBER (1931) randbündig eingegraben. Als Behälter wählte ich Joghurtbecher und fülle sie zu 1/3 mit 4 % Formalin, dem eine Spur Abwaschmittel zur Herabsetzung der Oberflächenspannung beigelegt worden war. Um einer Verdünnung des Formalins durch Regen vorzubeugen, wurde 10 cm oberhalb der Falle ein Dach aus durchsichtigem Plastik angebracht. Nach Möglichkeit wurden die Fallen alle zwei Wochen ausgewechselt. Die drei Einzelfallen pro Platz wurden jeweils als eine Probe zusammengefasst. Ausgewertet wurde, was von Juli bis November 1974 in die Fallen ging.

Die Anzahl gefangener Individuen in den Barberfallen hängt von der Individuendichte und der lokomotorischen Aktivität der Tiere ab. Letztere ist unmittelbar vor und während der Reproduktionsphase am grössten (EVANS, 1969).

Je nach Fortpflanzungszyklus einer Art treten Aktivitätsmaxima im Sommer, im Herbst, zweimal jährlich oder gleichmässig übers Jahr verteilt auf. Mit der gewählten Sammelperiode sollte es deshalb möglich sein, jede vorhandene Art relativ häufig mit erwachsenen Individuen in den Fallen vorzufinden.

Obwohl für eine Art, *Tachinus rufipes* (Deg.), nachgewiesen wurde, dass sich die Fänge in Barberfallen invers zur Dichte verhalten können (EVANS, 1969), beurteilte ich dennoch die Häufigkeiten der Arten im Feld nach ihren Häufigkeiten in den Fallen.

Abb. 1 Die untersuchten Arealteile. Dreiecke bezeichnen die Fallenplätze. Sie sind im Text mit einer dreistelligen Zahl nummeriert.

Ein Entwässerungskanal von einem Meter Breite trennt die Arealteile 2 und 3, 3 und 4 sowie 4 und 5.

Einsatz: Lage des Untersuchungsgebietes. Ausschnitt aus der Landeskarte der Schweiz 1 : 25000, Blatt 1110. Reproduziert mit Bewilligung der Eidg. Landestopographie vom 15.1.1979.

Umweltfaktoren

Um die langfristigen abiotischen Umweltbedingungen für die Käfer abzuschätzen, ging ich wie folgt vor: Anhand von Vegetationsaufnahmen im Frühsommer und im Herbst an den gewählten Fallenplätzen durch Herrn Dr. O. Wildi (Geobotaniker an der Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf), bestimmte ich aus der Liste von ELLENBERG (1974) die durch die Pflanzen angezeigten Werte der folgenden Umweltfaktoren: Licht (L), Temperatur (T), Kontinentalität (K), Feuchtigkeit (F), Bodenreaktion (R) und Stickstoffgehalt (N); ausserdem berücksichtigte ich das Sickerverhalten (W). Für W führte ich nur drei Werte ein, während die anderen Faktoren im Bereich von 1 - 10 variieren konnten. Die Bedeutung der Zeigerwerte ist aus Tab. 1 ersichtlich. Der Faktor W drückt aus, ob das Regenwasser versickert (W=1), oder ob der Fallenplatz durch Staunässe (W=2) beziehungsweise häufige Ueberschwemmungen (W=3) gekennzeichnet ist.

Um den für einen Fallenplatz typischen Wert eines Umweltfaktors finden zu können, wurden die an diesem Fallenplatz berücksichtigten Pflanzenarten je nach ihrer relativen Häufigkeit mit 1 - 5 gewichtet; entsprechend gewichtet wurden dann auch die zugehörigen L-, T-, etc. -Werte. Das arithmetische Mittel aller gewichteten L-Werte verwendete ich schliesslich als typischen L-Wert des betrachteten Fallenplatzes; gleiches gilt für die anderen sechs Umweltfaktoren. Im folgenden werden die Umweltfaktoren als Nischendimensionen im Hypervolumen einer HUTCHINSON'schen ökologischen Nische betrachtet. Entsprechend wurden die für einen Fallenplatz typischen Mittelwerte jeweils als "Wert entlang der Nischendimension ..." oder kurz als "Dimensionswert" bezeichnet. Diese auf ganze Zahlen gerundeten Werte sind in Tabelle 2 aufgeführt.

Tab. 1: Bedeutung der Zeigerwerte der Pflanzenarten, die im Untersuchungsgebiet vorkommen. Aus ELLERBERG (1974)

L = Lichtzahl

(Vorkommen in Beziehung zur relativen Beleuchtungsstärke = r.B.)

3. Schattenpflanze, meist bei weniger als 5 % r.B., jedoch auch an helleren Stellen
4. zwischen 3 und 5 stehend
5. Halbschattenpflanze, nur selten im vollen Licht, meist aber bei mehr als 10 % r.B.
6. zwischen 5 und 7 stehend
7. Halblichtpflanze, meist bei vollem Licht, aber auch im Schatten
8. Lichtpflanze, nur ausnahmsweise bei weniger als 40 % r.B.

T = Temperaturzahl

(Vorkommen im Wärmegefälle von der mediterranen zur arktischen Zone bzw. von Tieflagen zur alpinen Stufe)

3. Kühlezeiger, vorwiegend in hochmontan-subalpinen Lagen, oder temperat-boreal
4. zwischen 3 und 5 stehend (insbesondere montane Arten)
5. Mässigwärmeanzeiger, von tiefen bis in hochmontane Lagen, Schwergewicht in submontan-temperaten Bereichen
6. zwischen 5 und 7 stehend
7. Wärmezeiger, im nördlichen Mitteleuropa nur in Tieflagen

K = Kontinentalitätszahl

(Vorkommen im Kontinentalitätsgefälle von der Atlantikküste bis ins Innere Eurasiens, besonders im Hinblick auf die Temperaturschwankungen)

2. ozeanisch, mit Schwergewicht im Westen einschliesslich des westlichen Mitteleuropas
3. zwischen 2 und 4 stehend (d.h. in grossen Teilen Mitteleuropas)
4. subozeanisch, mit Schwergewicht in Mitteleuropa, nach Osten ausgreifend

F = Feuchtezahl

(Vorkommen im Gefälle der Bodenfeuchtigkeit vom flachgründig-trockenen Felshang bis zum Sumpfboden sowie vom flachen bis zum tiefen Wasser)

3. Trocknisanzeiger, auf trockenen Böden häufiger vorkommend als auf frischen; auf feuchten Böden fehlend

Tab. 1: Fortsetzung von Seite 7

4. zwischen 3 und 5 stehend
5. Frischezeiger, Schwergewicht auf mittelfeuchten Böden, auf nassen sowie auf öfters austrocknenden Böden fehlend
6. zwischen 5 und 7 stehend
7. Feuchtezeiger, Schwergewicht auf gut durchfeuchteten, aber nicht nassen Böden
8. zwischen 7 und 9 stehend
9. Nässezeiger, Schwergewicht auf oft durchnässten (luftarmen) Böden
10. Wechselwasserzeiger, Wasserpflanze, die längere Zeiten ohne Wasserbedeckung erträgt

R = Reaktionszahl

(Vorkommend im Gefälle der Bodenreaktion und des Kalkgehaltes)

1. Starksäurezeiger, niemals auf schwachsauren bis alkalischen Böden vorkommend
2. zwischen 1 und 3 stehend
3. Säurezeiger, Schwergewicht auf sauren Böden, aber bis in den neutralen Bereich
4. zwischen 3 und 5 stehend
5. Mässigsäurezeiger, auf stark sauren wie auf neutralen bis alkalischen Böden selten
6. zwischen 5 und 7 stehend
7. Schwachsäure- bis Schwachbasenzeiger, niemals auf stark sauren Böden
- unbestimmt

N = Stickstoffzahl

(Vorkommen im Gefälle der Mineralstickstoff-Versorgung während der Vegetationszeit)

1. stickstoffärmste Standorte anzeigend
2. zwischen 1 und 3 stehend
3. auf stickstoffarmen Standorten häufiger als auf mittelmässigen bis reichen
4. zwischen 3 und 5 stehend
5. mässig stickstoffreiche Standorte anzeigend, an armen und reichen seltener
6. zwischen 5 und 7 stehend
7. an stickstoffreichen Standorten häufiger als an armen bis mittelmässigen
8. ausgesprochen Stickstoffzeiger

FPL	L	T	K	F	R	N	W
101	7	6	3	6	2	7	1
102	7	6	3	7	7	6	2
103	7	6	3	6	7	6	1
104	7	6	3	6	7	6	1
105	7	7	3	6	7	6	1
106	7	5	3	7	5	5	1
107	7	6	3	6	-	6	1
201	7	4	3	7	5	2	2
202	7	5	3	8	7	4	1
204	8	5	2	9	-	4	1
205	8	5	2	10	-	4	1
206	7	5	3	8	6	4	2
207	7	5	4	7	7	4	1
208	7	5	3	8	5	4	1
301	7	5	3	8	7	5	1
302	7	5	3	8	7	5	2
304	7	5	3	9	6	4	1
305	7	5	3	7	-	4	1
306	7	5	3	9	6	4	2
307	7	5	3	8	7	2	2
308	7	6	4	6	7	3	1
401	5	5	4	6	7	6	1
402	4	5	4	6	7	7	1
403	5	5	4	5	6	6	1
404	5	5	4	6	6	6	1
405	6	5	3	9	6	5	2
406	6	5	3	9	7	5	2
407	6	5	4	9	6	5	2
408	6	5	3	9	6	5	2
501	7	7	3	5	-	8	1
504	7	7	3	6	-	6	1
505	7	7	3	6	-	8	1
506	7	6	3	7	7	5	2
507	7	7	3	6	4	6	1
508	7	7	3	5	-	7	1
509	7	7	4	4	-	8	1
511	7	7	4	4	-	8	1

Tab. 2: Charakteristische Dimensionswerte für jeden Fallenplatz (FPL). Die erste Ziffer der Fallenplatznummer bezeichnet den Arealteil. Zur Bedeutung der Werte siehe Tab. 1.

ERGEBNISSE

1. Rohdaten

Die numerische Zusammensetzung der Fänge aus den Barberfallen ist in Tabelle 3 ersichtlich. Nicht berücksichtigt sind 112 Individuen der Unterfamilie Aleocharinen (in den Fallen der Arealteile 1 bis 5 wurden 19, 6, 5, 51 beziehungsweise 31 Aleocharinen gefunden). Vom 20. Juli bis zum 18. August wurden 65.5 % aller Individuen gefangen, vom 20. Juli bis zum 6. September 80 % aller Individuen. Mit der Anzahl Individuen ist die Anzahl Arten stark korreliert (Tab. 3), im Hochsommer fand ich deshalb auch die meisten Arten in den Fallen.

AT	Gattungen	Arten	Individuen
1	17	33	293
2	8	24	96
3	13	26	155
4	17	32	285
5	13	43	347
alle	24	83	1176

Tab. 3: Staphylinidenausbeute in der Fangperiode Juli bis November 1974 in den einzelnen Arealteilen (AT) Die Unterfamilie der Aleocharinae ist ausgelassen. Die Anzahl Arten ist mit der Anzahl Individuen stark korreliert ($r = 0.9225$, $p > 0,5$).

Die Verteilung des Sammelgutes auf die verschiedenen Arealteile (Tab. 3) zeigt, dass in den Fettwiesen (Arealteile 1 und 5) zwei- bis dreimal mehr Individuen und 30 bis 80 % mehr Arten gefangen werden konnten als in den Streuwiesen (Arealteile 2 und 3). Dieses Ergebnis überrascht zunächst aus zwei Gründen: Einmal konnte aufgrund der grösseren Pflanzendiversität (Tab. 6) in den Streuwiesen mit einer artenreicheren Staphylinidenfauna gerechnet werden, und ausserdem hatte MAURER (1975) in Streuwiesen tatsächlich eine arten- und individuenreichere Spinnenfauna gefunden als in den Fettwiesen.

Aus Tabelle 3 ist ferner ersichtlich, dass im Arealteil 5 wohl mehr Arten als im Arealteil 1 vorkommen, aber weniger Gattungen. Das Verhältnis Anzahl Gattungen zur Anzahl Arten beträgt für die Arealteile 1 und 5 etwa 1 : 2 beziehungsweise 1 : 3. Damit unterscheiden sich die beiden Fettwiesen in ihrer Artenzusammensetzung erheblich. Ähnliches gilt für die Streuwiesen, den Arealteilen 3 und 2.

Für die weitere Analyse entschied ich mich, nur noch die zwanzig häufigsten Staphylinidenarten zu berücksichtigen (Tab. 4), und zwar aus folgenden Gründen:

1. die Individuen der zwanzig häufigsten Arten (Tab. 4) umfassen 84 % aller Individuen.
2. die Anzahl Arten in den Arealteilen aus allen 83 Arten (Tab. 3) und den zwanzig Arten sind korreliert. $r = 0.826$, $p < 0.1$ (Tab. 5).
3. die Anzahl aller Arten (Tab. 3) ist mit der Diversität (Tab. 6) korreliert ($r = 0.883$, $p < 0,05$). Die Gesamtheit der Fänge ist demnach durch die Individuen der zwanzig häufigsten Arten gut repräsentiert.

Nr.	Art.	Arealteile				Total
		1	2	3	4	5
1.	<i>Stenus provvidus</i> Er.			4		17
2.	<i>Stenus circularis</i> Grav.	3		1	2	10
3.	<i>Stenus humilis</i> Er.		2	3	12	3
4.	<i>Stenus canaliculatus</i> Gyll.	9				78
5.	<i>Stenus europaeus</i> Puthz			7	28	35
6.	<i>Stenus boops</i> Ljungh	15		1		6
7.	<i>Euaesthetus laeviusculus</i> Mannh.	5	6	13	15	11
8.	<i>Paederus caligatus</i> Er.	6		5	6	25
9.	<i>Scopaeus laevigatus</i> (Gyll.)	14	6	2	3	24
10.	<i>Trogophloeus subtilicornis</i> Roub.	68	8	12	1	55
11.	<i>Oxytelus rugifrons</i> Hochh.	19	5	3	3	2
12.	<i>Oxytelus rugosus</i> var. <i>pulcher</i> Grav.	22	4	7	1	12
13.	<i>Oxytelus tetracarinatus</i> (Block)		1		3	10
14.	<i>Staphylinus erythropterus</i> L.		43	73	1	9
15.	<i>Staphylinus dimidiaticornis</i> Gemm.	13	1	3		3
16.	<i>Ocyphus olens</i> (Müll.)	28				1
17.	<i>Philonthus fuscipennis</i> (Mannh.)	42	1	2	5	15
18.	<i>Philonthus atratus</i> (Grav.)	7			1	8
19.	<i>Arpedium quadrum</i> (Grav.)				104	104
20.	<i>Lathrimaeum atrocephalum</i> (Gyll.)				39	39
Total		251	77	136	224	289
						977

Tab. 4: Die zwanzig häufigsten Staphylinidenarten und ihre Abundanzen in den einzelnen Arealteilen.

2. Die Lebensgemeinschaften in verschiedenen Biotopen

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit rechnete ich nicht mit einer Wirkung der Staphyliniden auf die Vegetation, diese konnte somit als unabhängige Variable angesehen werden. In jedem Arealteil liess sich deshalb der Lebensgemeinschaft der Vegetation eine Lebensgemeinschaft der Staphyliniden zuordnen. Zur Beschreibung der Lebensgemeinschaften verwendete ich jeweils die Individuen der - auf das ganze Untersuchungsgebiet bezogen - zwanzig häufigsten Staphylinidenarten (Tab. 4), beziehungsweise 73 häufigsten Spermatophytenarten. Es wurden folgende Eigenschaften der Lebensgemeinschaften untersucht: die Anzahl Arten (S), die Anzahl Individuen pro Art (N_i), die Häufigkeitsverteilung der Abundanzen, die Artendiversität (H') sowie der "mittlere Nischenoverlap" von je zwei Arten.

Den Diversitätsindex (H') berechnete ich nach der Formel von Shannon und Wiener:

$$H' = - \sum_i (p_i) \cdot \ln(p_i) \quad (1),$$

wobei p_i den Anteil von Art i in der betrachteten Kollektion darstellt. Da von PIELOU (1969) Einschränkungen hinsichtlich der Anwendbarkeit dieses Index' gemacht wurden, schlug STAHEL (in Vorbereitung) eine Korrektur vor. Für die vorliegenden Daten betrug jedoch die relative Grösse der Korrektur weniger als 5 %; ich benützte deshalb nach allgemeiner Praxis die unkorrigierten Werte von H' und zwar, der Empfehlung von ALATALO und ALATALO (1977) folgend, in ihrer antilogarithmischen Form.

Zur Berechnung der durchschnittlichen Ueberlappung zweier Artenareale innerhalb eines Arealteils erschien mir die von PIELOU (1972, 1975) vorgeschlagene Methode zur Messung des "mittleren Nischenoverlaps" geeignet.

Die Berechnung des "mittleren Nischenoverlaps" erfolgt, ausgehend vom BRILLOUIN-Diversitätsindex, nach der Formel:

$$H_b(A) = \sum_j ([m_{.j}/N][1/m_{.j}] \cdot \log[m_{.j}! / \prod m_{ij}]) \quad (2);$$

dabei bedeutet m_{ij} die Anzahl Individuen der Art i im Habitattyp j . Dem Habitattyp entspricht im vorliegenden Fall ein Fallenplatz.

2.1. Die Abundanzen der Tier- und Pflanzenarten in den verschiedenen Biotopen

Die Häufigkeitsverteilung der Individuenzahlen je Art sind in Abb. 2 für alle untersuchten Arealteile dargestellt. Im folgenden unterscheidet sich zwischen seltenen und dominanten Arten; als seltene betrachte ich solche der Abundanzklassen (Oktaven) 1 bis 3 der logarithmischen Verteilung, als dominante Arten solche der Oktaven 4 bis 7.

Die Staphylinidenfauna der Fettwiesen unterscheidet sich von jener der Streuwiesen und des Waldes: in den Fettwiesen leben mehr als doppelt so viele dominante Arten wie in den Streuwiesen und im Wald. Umgekehrt sind von den zwanzig häufigsten Arten in den Streuwiesen und im Wald doppelt so viele Arten selten. Berücksichtigt man hingegen auch die restlichen 63 seltenen Staphylinidenarten, so kommen in den Fettwiesen nicht nur mehr dominante, sondern auch mehr seltene Arten vor als in den Streuwiesen (gestrichelte Säulen in Abb. 2). Die Anzahl dominanter und aller seltenen Arten ist positiv korreliert ($r = 0.792$, Tab. 5).

Die Häufigkeitsverteilungen der Pflanzenarten (Abb. 2) zeigen erwartungsgemäss in den Streuwiesen und im Wald mehr seltene Arten und weniger dominante Arten als in den Fettwiesen, wenigstens im Vergleich zu Arealteil 1.

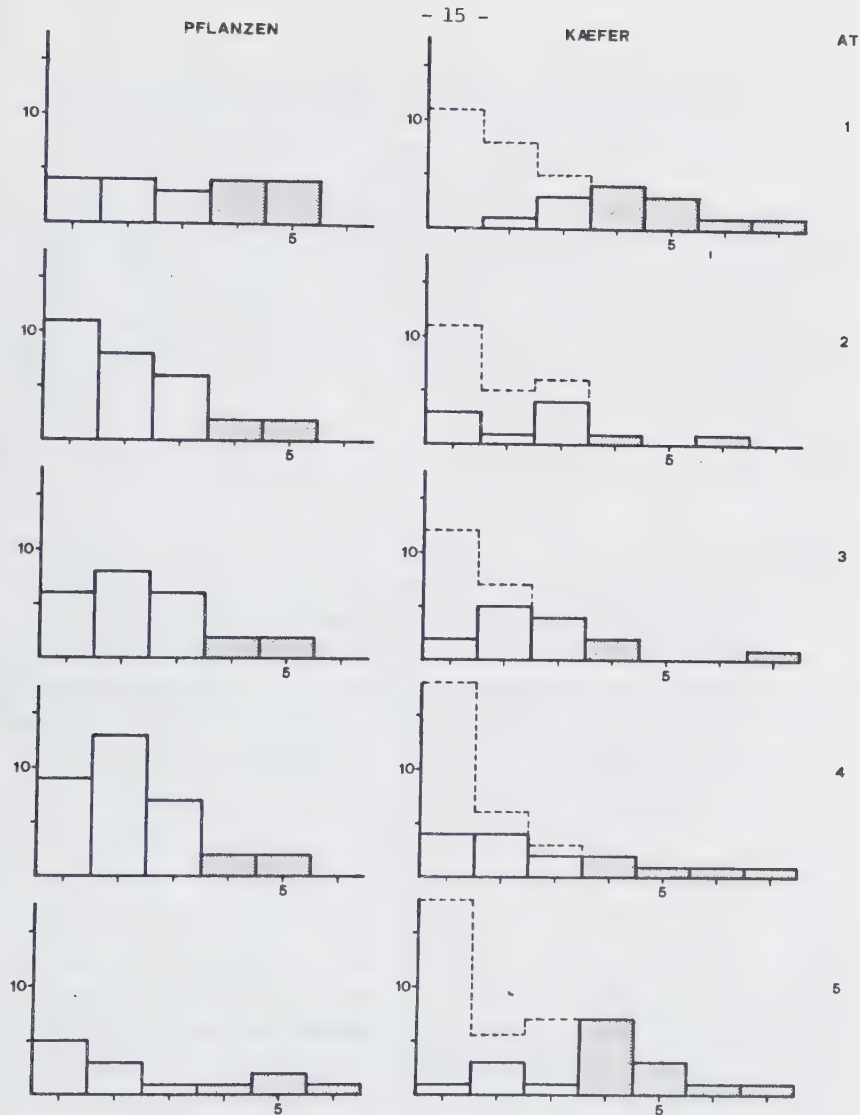


Abb. 2: Häufigkeitsverteilung der Abundanzklassen von 73 Spermatophytenarten (links) und 20 Staphylinidenarten (rechts) je Arealteil (T). Die gestrichelten Säulen zeigen die Verteilung unter Einbezug der vernachlässigten 63 seltenen Staphylinidenarten. Auf der Ordinate ist die Anzahl Arten, auf der Abszisse sind die Abundanzklassen in Oktaven aufgetragen. Die Oktaven 1, 2, 3 etc. umfassen die Artenabundanzen 1 bis 2, 3 bis 4, 5 bis 8 etc. Die Arten der Oktaven 1 - 3 (helle Säulen) werden als selten, die Arten der Oktaven 4 - 7 (dunkle Säulen) als dominant betrachtet.

Fauna				Vegetation		
	(1-3)*	(1-7)	(1-7)*	(1-3)	(1-7)	H _f
(1-3)	-0.342	-0.0183	-0.615	0.80	0.726	-0.829
(1-3)*	-	0.885	0.938	-0.408	-0.495	0.670
(4-7)	0.792	0.693	0.954	-0.822	-0.828	-0.979
(1-7)	-	-	0.826	-0.403	-0.681	0.615
(1-7)*	-	-	-	-0.668	-0.708	0.883
H _v	-0.492	-0.379	-0.678	0.929	0.970	-0.833

Tab. 5: Korrelationsindizes zwischen der Anzahl Arten verschiedener Oktavgruppen und zwischen diesen Artenanzahlen und der Diversität der Vegetation (H'_v) einerseits und der Diversität der Staphylinidenfauna (H'_f) andererseits (Tab. 6). In Klammer sind die Oktavgruppen angegeben. Der Stern * bedeutet, dass alle 83 Staphylinidenarten berücksichtigt wurden. Für $r = 0.805$ ist $p = 0.1$, für $r = 0.878$ ist $p = 0.05$ und für $r = 0.959$ ist $p = 0.01$.

Weitere Beziehungen zwischen Pflanzen und Käfern sind aus Tabelle 5 ersichtlich. Danach lässt sich zusammenfassend feststellen, dass die Anzahl Staphylinidenarten insgesamt negativ korreliert ist mit der Anzahl Pflanzenarten, und dass das Verhalten aller gefundenen Staphylinidenarten durch die dominanten Arten allein mit guter Annäherung dargestellt werden kann ($r = 0.954$).

2.2. Die Beziehung zwischen Pflanzendiversität und Käferdiversität

Die Pflanzengesellschaft gehört direkt oder indirekt zu den Ressourcen für bodenlebende Käfer. MacARTHUR (1972) schlug eine Beziehung vor, welche - auf die wesentlichen Elemente vereinfacht - die Abhängigkeit der Artendiversität (H_f) sowohl von der Ressourcendiversität (H_v) als auch von der Diversität der Ressourcenausnutzung (H_u) ausdrückt:

$$H_f = H_v / H_u \quad (3).$$

Demnach ist mit zunehmender Diversität der Vegetation (H_v) eine zunehmend diversere Staphylinidenfauna zu erwarten, falls H_u in den verschiedenen Arealteilen etwa konstant ist.

Arealteil	Vegetation		Staphylinidenfauna		
	H_v	N_v	H_f	N_f	$H_b(A)$
1	12.4	19	9.2	13	0.878
2	16.4	29	4.7	10	0.761
3	16.0	24	5.7	14	0.785
4	22.0	33	5.7	15	0.736
5	6.1	13	10.3	17	0.886
total	37.7	73	15.6	20	0.624

Tab. 6: Diversitätsindizes der Vegetation (H_v) und der Fauna (H_f) in anti-logarithmischer Form sowie Anzahl Arten (N_v und N_f). In der Spalte $H_b(A)$ ist der "mittlere Nischenoverlap" zweier Staphylinidenarten angegeben (PIELOU, 1972, 1975).

In Tabelle 6 sind die Diversitäten der Vegetation (H_v) und Fauna (H_f) zusammengestellt; wie die Anzahl Arten stehen sie in einer inversen Beziehung zueinander. Die Zusammensetzung der Staphylinidenfauna in den untersuchten Biotopen verhält sich damit invers sowohl zur theoretischen Erwartung aus Formel (3), als auch zu den Ergebnissen aus vergleichbaren Untersuchungen über die Spinnenfauna (MAURER, 1975).

2.3. Die Ueberlappung der Arten in den untersuchten Biotopen

Mit zunehmender Artenüberlappung können zwischen den vorhandenen Arten in steigendem Masse Interaktionen erwartet werden (MAY, 1976), dies umso mehr, wenn wie in den untersuchten Fettwiesen zusätzlich dominante Arten auftreten. Interspezifische Interaktionen aller Art sind von MACARTHUR (1972) mit dem Begriff der "diffusen Konkurrenz" bezeichnet worden. Wichtig bei diesem Ansatz ist die Annahme, dass jede Art nur über eine beschränkte Interaktionskapazität verfügt. Unter diesem Aspekt der begrenzten Interaktionskapazität ist in den Fettwiesen mit ihren vielen dominanten Arten eine geringere Artenüberlappung zu erwarten als in den anderen Biotopen. Die mit der Formel (2) (p. 13) berechneten, standardisierten Overlapindizes $H_b(A)$ sind in Tabelle 6 aufgeführt. Sie stellen den geschätzten "mittleren Overlap" zweier Arten pro Arealteil dar. Ob der maximale Unterschied von 15 % zwischen den Arealteilen 4 und 5 signifikant ist, kann hier nicht beurteilt werden; als deskriptive Grösse ist dieser Unterschied immerhin beachtenswert: Ausgehend vom geringsten Overlapindex $H_b(A) = 0.624$ für das gesamte Untersuchungsgebiet, wo viele Arten völlig getrennt voneinander vorkommen, bis zum höchsten Overlapindex des Arealteils 5 mit $H_b(A) = 0.886$, ergibt sich nämlich eine Index-Spannweite von nur 0.262; der Unterschied von 15 % zwischen den Arealteilen 4 und 5 stellt somit 57.25 % der Indexspannweite dar. Die Overlapunterschiede zwischen den Arealteilen, ausgedrückt als Anteile der Index-Spannweite, sind in Tabelle 7 wiedergegeben.

AT	2	3	4	5
1	44.7	35.5	54.2	3.1
2	-	9.2	9.5	47.7
3		-	18.7	38.6
4			-	57.3

Tab. 7: Unterschiede zwischen Arealteilen (AT) in Prozent der Index-Spannweite.

So gesehen, zeigen sich klare Unterschiede im mittleren Artenoverlap zwischen den Biotopen. Im Wald sind die Staphylinidenarten am stärksten voneinander getrennt; etwas mehr überlappen sie in den Streuwiesen. Unter den Staphyliniden in den Fettwiesen hingegen nimmt die mittlere Artenüberlappung sprunghaft zu. Damit ist die Erwartung nicht erfüllt, und es zeigt sich grundsätzlich, dass mit zunehmender Diversität, also mit zunehmender Anzahl dominanter Arten, die Artenüberlappung zunimmt ($r : 0.947$, $p < 0.05$).

Dies steht nicht nur im Gegensatz zu Befunden von PIANKA (1974), sondern auch zu mehreren Modellen, welche jedoch meist von Lotka-Volterra's Konkurrenzgleichung ausgehen, und gesättigte Lebensgemeinschaften im Gleichgewicht mit ihren Ressourcen voraussetzen. Solche Bedingungen sind aber bei kleinen Lebewesen unter veränderlichen Umweltbedingungen kaum zu erwarten. Erwartungsgemäss hingegen nimmt mit zunehmender Diversität der Vegetation, also zunehmender Heterogenität der Pflanzengemeinschaft, die Artenüberlappung der Staphyliniden ab ($r=0.910$, $p < 0.05$).

Diese Tatsache legt die Vermutung nahe, dass Umweltbedingungen, wie die Artenzusammensetzung der Pflanzen und die dadurch be-

gründete Raumstruktur, oder auch physikalisch-chemische Faktoren einen stärkeren Beitrag zur Artentrennung leisten als interspezifische Konkurrenzbedingungen.

3. Zusammenhänge zwischen der Artenzusammensetzung der Vegetation und der Staphylinidenfauna

Nach der numerischen Analyse stellt sich die Frage, wodurch die Artenzusammensetzung der Staphyliniden beeinflusst wird. Zunächst soll abgeklärt werden, ob eine direkte oder indirekte Abhängigkeit von den Pflanzen besteht. Dies trifft zu, wenn an den Fallenplätzen mit ähnlicher Vegetationszusammensetzung auch die Artenzusammensetzung der Käfer ähnlich ist. Die Gruppierung der Fallenplätze nach ihrer relativen Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung der Pflanzen einerseits und der Käfer andererseits kann mit einer Clusteranalyse erreicht werden. Ich verwendete ein von W. Stahel, Fachgruppe Statistik an der ETH Zürich, verfasstes Computerprogramm; damit konnten die Unähnlichkeiten zwischen je zwei Fallenplätzen als "Mean Character Difference) berechnet und in einer Unähnlichkeitsmatrix zusammengestellt werden. Diese relativen Unähnlichkeiten wurden schliesslich durch agglomeratives clustering als Dendrogramm ausgedruckt. In Abbildung 3 sind die Ergebnisse für die Pflanzen dargestellt und in Abbildung 4 die Ergebnisse für die Käfer.

Die höchsten festgestellten Unähnlichkeiten zwischen Fallenplätzen bezeichne ich mit 100 % Unähnlichkeit, während 0 % Unähnlichkeit identische Artenzusammensetzung bedeutet. Bei den Pflanzen können mit 60 % Unähnlichkeit vier Gruppen unterschieden werden: Die Fallenplätze beider Streuwiesen, beider Fettwiesen und des Waldes, wobei die Gruppe 406 - 405 im sehr feuchten Erlen-Birken-Wald und die Gruppe 402 - 404 im trockeneren Fichten-Eichen-Buchen-Mischwald liegt. Fünf einzelne Fallenplätze können erst mit grösserer Unähnlichkeit den Gruppen zugeordnet werden.

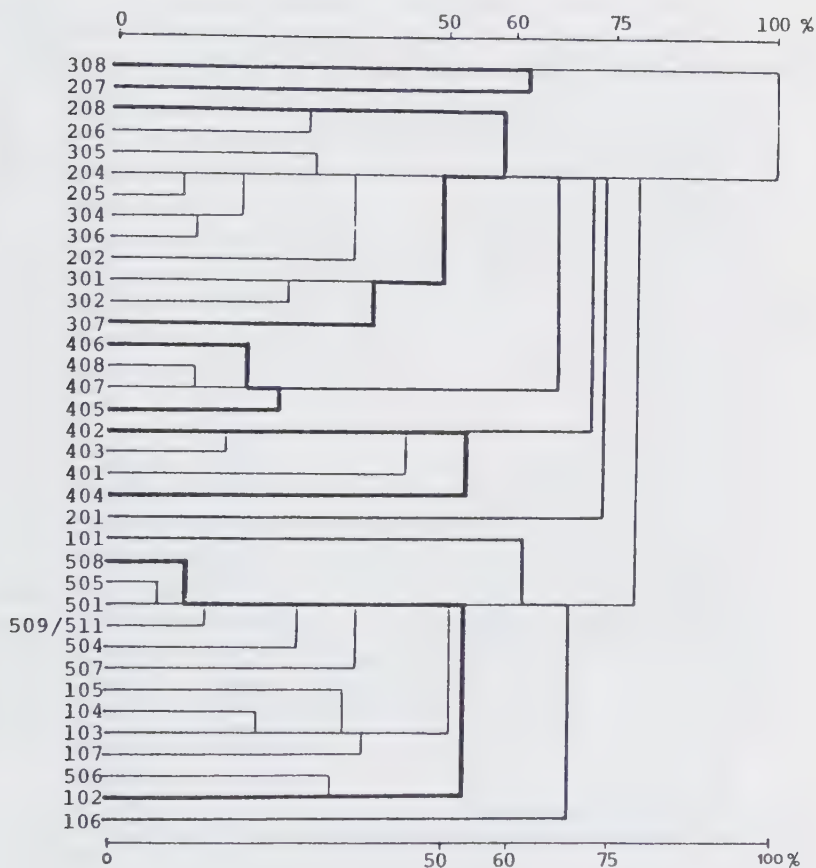


Abb. 3: Ähnlichkeitsverhältnisse zwischen Fallenplätzen aufgrund der Artenzusammenstellung der Pflanzen. Die Fallenplätze sind links dreistellig numeriert. Die erste Ziffer bezeichnet den Arealteil und die folgenden Ziffern den Fallenplatz. Auf dem Unähnlichkeitsniveau von 75 % lassen sich drei Gruppen unterscheiden; auf dem 60 % Niveau vier Gruppen (fette Linien) und fünf einzelne Fallenplätze.

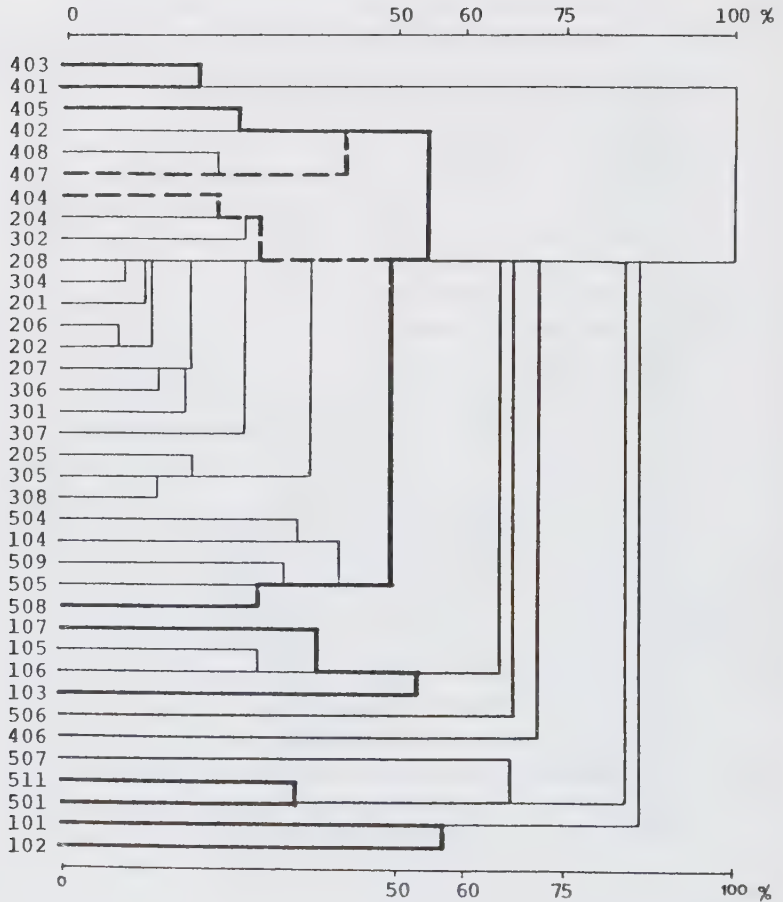


Abb. 4: Ähnlichkeitsverhältnisse zwischen Fallenplätzen der Artenzusammensetzung der Käfer. Die Fallenplätze sind wie in Abb. 3 bezeichnet. Auf dem Unähnlichkeitsniveau von 75 % lassen sich vier Gruppen unterscheiden; auf dem 60 % Niveau fünf Gruppen (fette Linien) und drei einzelne Fallenplätze.

Bei den Käfern bietet sich mit einer Unähnlichkeit von 60 % ein ganz anderes Bild. Ihre Artenzusammensetzung muss an verschiedenen Fallenplätzen in den Fettwiesen sehr unterschiedlich sein, denn diese Fallenplätze sind auf vier Gruppen verteilt, wobei noch zwei einzelne übrig bleiben. Dieser starken Aufspaltung steht die grosse Gruppe 405 - 508 gegenüber, welche erst dann in drei, den Biotopen entsprechende Gruppen zerfällt, wenn das Vergleichsniveau unter 50 % Unähnlichkeit angesetzt wird. Biotopgrenzen werden somit mehr oder weniger eingehalten, doch können innerhalb eines Biotops oder auch Arealteils (z.B. Wald oder Fettwiesen) wesentlich grössere Unterschiede in der Artenzusammensetzung beobachtet werden als zwischen Biotopen oder Arealteilen.

Diese Befunde zeigen, dass nur schwache oder indirekte Abhängigkeiten von der Vegetation bestehen. Aus zahlreichen Untersuchungen ist andererseits bekannt, dass physikalische und chemische Umweltfaktoren die Artenzusammensetzung von Arthropoden direkt beeinflussen (TRETZEL, 1952; EASON, 1964; MAURER, 1975; BAUER et al., 1977; THIELE, 1977; OTREMBNIK, 1978; WITKOWSKI, 1978; u.a.m.). Im folgenden will ich deshalb die ökologische Wirkung einiger physikalisch-chemischer Umweltfaktoren auf die Staphyliniden untersuchen.

4. Der Einfluss abiotischer Umweltfaktoren auf die Staphylinidenfauna

Theoretisch gibt es für jede Art eine bestimmte, optimale Kombination von Umweltbedingungen. Dieser Vorstellung kommt das Nischenkonzept von HUTCHINSON (1957) entgegen. Danach existiert ein n-dimensionaler Nischenraum, worin sich die Arten entlang einzelner Dimensionen orientieren. Zwei Arten können dann koexistieren, wenn sich zumindest die kombinierten Reaktionen oder Ansprüche entlang der Dimensionen unterscheiden. Inwieweit physikalische und chemische Umweltfaktoren oder Dimensionen zur ökologischen Trennung von Staphylinidenarten beitragen, ist

Gegenstand der folgenden Abschnitte.

Zur Feststellung der langfristigen Umweltbedingungen an einem Fallenplatz habe ich, wie im Kapitel "Material und Methode" beschrieben, die Werte der Dimensionen Licht (L), Temperatur (T), Kontinentalität (K), Bodenfeuchtigkeit (F), Bodenreaktion (R), Stickstoffgehalt (N) und Sickerverhalten (W) berücksichtigt.

4.1. Der Einfluss einzelner Nischendimensionen auf die Gesamtdiversität

Um den Einfluss von Umweltfaktoren auf die Artenzusammensetzung zu schätzen, bestimmte ich nach einer von SHORROCKS (1974) verwendeten Methode die Beiträge der einzelnen Faktoren zur Gesamtdiversität. Die Methode beruht auf der Annahme, dass eine Nischendimension keinen Beitrag zur Gesamtdiversität leistet, wenn das arithmetische Mittel der Einzeldiversitäten (H_j) gleich der Gesamtdiversität (H_t) ist. Der Beitrag (A) in Prozent lässt sich nach der Formel

$$A = ((H_t - (\sum H_j)/s)/H_t) * 100 \quad (4)$$

berechnen, wobei s die Anzahl Einzeldiversitäten bedeutet. Unter Einzeldiversität (H_j) verstehe ich die Diversität all jener Fallenplätze zusammen, die entlang einer bestimmten Nischendimension die gleichen Dimensionswerte aufweisen. Diese Gruppierung habe ich nach Tabelle 2 vorgenommen.

FPL	L	T	K	F	R	N	W
73.31	63.19	31.77	40.28	33.53	40.31	38.16	7.06

Tab. 8: Prozentanteile (A) der untersuchten Nischendimensionen an der Gesamtdiversität. Für R liegen nicht von allen Fangplätzen Werte vor, deshalb wird der Anteil von R überschätzt.

In Tabelle 8 sind die Anteile (A) an der Gesamtdiversität für die verschiedenen Dimensionen angegeben. Ausserdem ist unter FPL mit 73,3 % der höchste Anteil gegeben, der durch die unterschiedliche Artenzusammensetzung an den einzelnen Fallenplätzen überhaupt möglich ist. Nur etwa 10 % weniger Anteil könnten durch die Unterschiede entlang der Lichtdimension erklärt werden, 38 % bis 40 % durch K, R oder N, etwa 32 % bis 33 % durch T oder F und durch W nur etwa 7 %. Diese Werte stellen die maximal möglichen Anteile der verschiedenen Nischendimensionen an der Gesamtdiversität dar; um jedoch den tatsächlichen Verhältnissen näher zu kommen, müssen die Korrelationen zwischen je zwei Dimensionen berücksichtigt werden. Bei starken Korrelationen ist die massgebliche Variable schwer zu bestimmen; immerhin kann erwartet werden, dass Nischendimensionen mit einem grösseren Wertebereich mehr zur Artentrennung beitragen und dadurch einen grösseren Einfluss auf die Gesamtdiversität haben. Von Interesse sind somit in erster Linie nicht-korrelierte Nischendimensionen mit einem möglichst grossen Wertebereich.

Unter dieser Beobachtungsweise ergibt sich aufgrund der Tabelle 9, dass sich die Artenzusammensetzung der Staphyliniden unter dem Einfluss des Lichtes am stärksten verändert; überdies wird sie aber auch von der Wertekombination der Dimensionen N, F und T beeinflusst. Hiervon scheint N die wichtigste Dimension zu sein, gefolgt von F. Ich erwarte somit, dass sich aufgrund der Lichtwerte Wald- und Wiesenarten trennen; ebenso müssten sich Streuwiesenarten und Fettwiesenarten aufgrund der Stickstoffwerte scheiden.

	L	T	K	F	R	N
T						
K	-.64					
F		-.45				
R	-.42	-.51		-.50		
N		-.79	-.33	-.44	-.43	
W		-.49		-.66	-.60	-.52

Tab. 9: Korrelationsmatrix der Nischendimensionen. Es wurden nur gesicherte Korrelationen eingetragen ($r = 0.33$, $p = 0.95$; $r = 0.42$, $p = 0.99$).

Wie aus Abbildung 5 ersichtlich ist, sind die Voraussetzungen hierfür gegeben. Die unterschiedlichen Lichtwerte zwischen Wald und Wiesen sind gesichert; ebenso der Nährstoffunterschied zwischen Streu- und Fettwiesen. Diese unterscheiden sich aber auch in Feuchtigkeit und Temperatur, doch kommen sich die Werte einzelner Fallenplätze im Arealteil 1 und 3 sehr nahe.

Abb. 5: Mittelwerte und Standardabweichung der Dimensionswerte in jedem Arealteil (AT).

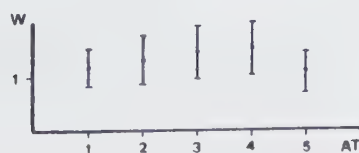
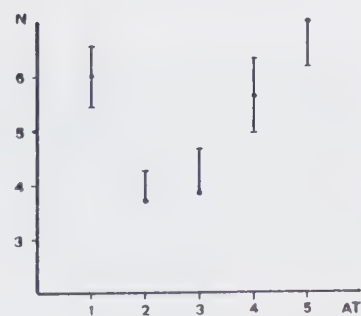
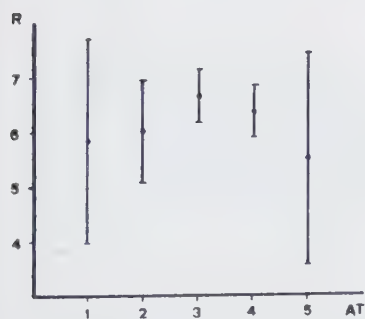
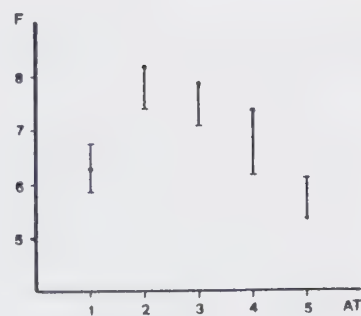
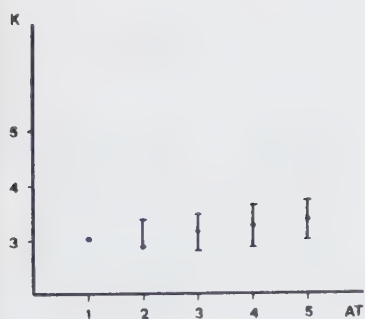
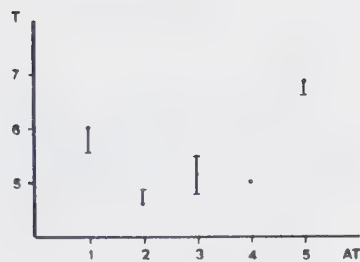
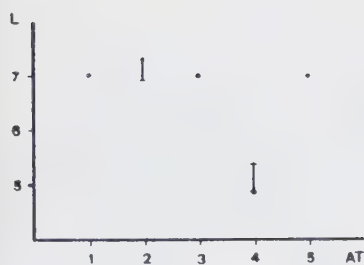


Abb. 5.

4.2. Arten mit gleicher ökologischer Bindung

Je weniger sich die Nischen zweier Arten unterscheiden, um so ähnlicher ist ihr Verbreitungs- und Abundanzmuster. Als geeignetes Mass zur Schätzung ihrer Assoziation bietet sich der Overlapindex C_{xy} an (Bächli 1979). Er errechnet sich nach

$$C_{xy} = \sum \min (P_{xi}, P_{yi}) \quad (6)$$

als Summe der minimalen Wahrscheinlichkeiten für das gleichzeitige Auftreten der Arten x und y am gleichen Ort i.

Aus der Overlapmatrix der zwanzig untersuchten Arten lässt sich die Hierarchie der Artenassoziationen als Dendrogramm darstellen (Abb. 6). Vollständige Assoziation wird durch den Overlapwert 1.0 ausgedrückt, völlige Trennung oder Segregation der Arten durch den Wert 0.0. In Abbildung 6 können fünf Artengruppen (I - V) mit unterschiedlichem Assoziationsgrad gegeneinander abgegrenzt werden, und zwar bei den Overlapwerten 0.085 (a), 0.13 (b), 0.235 (c) und 0.26 (d).

Tabelle 10 gibt eine Uebersicht über die relativen Häufigkeiten der Gruppenmitglieder in den verschiedenen Arealteilen. Entsprechend ihren Verbreitungsschwerpunkten werde ich im folgenden die Arten der Gruppe I als "Waldarten", jene der Gruppe II als "Streuwiesenarten", diejenigen der Gruppe III als "Waldrandarten" und die Arten der Gruppen IV und V als "Fettwiesenarten" ansprechen.

In Abbildung 6 wird auf dem sehr tiefen Assoziationsniveau (a) - das heisst als erste - die Gruppe "Waldarten" (I) von den "Wiesenarten" getrennt, bei (b) werden dann von den "Wiesenarten", welche überwiegend "Fettwiesenarten" sind, die drei Arten der Gruppen II und III abgetrennt.

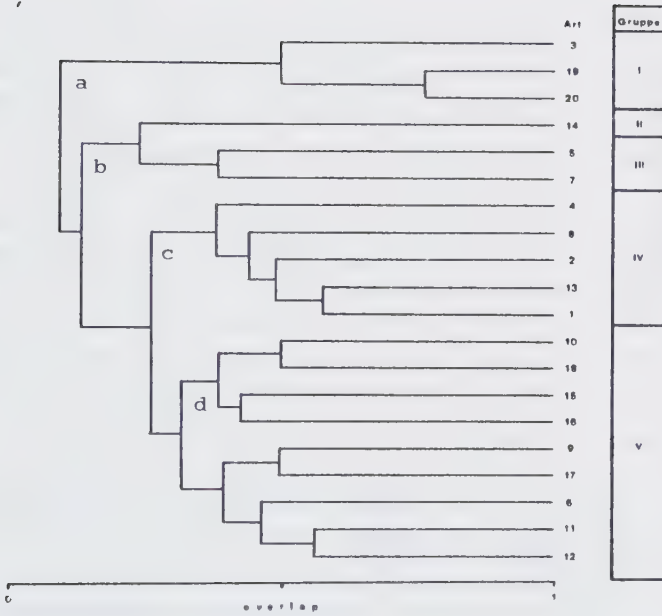


Abb. 6: Dendristische Darstellung der Artenassoziationen (Erklärung im Text). Auf den Assoziationsniveaux a, b, c und d mit den Overlapwerten 0.085, 0.13, 0.235 und 0.26 können insgesamt fünf Artengruppen (I - V) unterschieden werden.

Gruppe	Arealteil					Total
	1	2	3	4	5	
I	-	2	3	155	3	163
II	-	43	73	1	9	126
III	5	6	20	43	11	85
IV	18	1	10	11	140	180
V	228	25	30	14	126	423

Tab. 10: Häufigkeiten der Gruppenmitglieder in den verschiedenen Arealteilen. Die Artenzusammensetzung der einzelnen Gruppen geht aus Abb. 6 hervor.

Die Verbreitungsschwerpunkte für die Arten einer Gruppe sind jeweils umrandet; ihr Anteil am Total der Gruppenmitglieder beträgt bei I 95 %, bei II 92 %, bei III 88 %, bei IV 78 %, und bei V 84 %.

Die Art 14, Staphylinus erythropterus L der Gruppe II erscheint als besondere "Streuwiesenart", während die Arten 5 und 7, Stenus europaeus Puthz und Euaesthetus laevisculus Mannh. dem Randbiotop "Waldrand" der Gruppe III zugeordnet werden können.

Für die "Fettwiesenarten" der Gruppe IV liegt der bevorzugte Lebensraum im Arealteil 5. Hier wurden 78 % aller Gruppenmitglieder gefunden (wovon 56 % allein der Art 4, Stenus canaliculatus Gyll. angehören); weitere 10 % stammen aus dem Arealteil 1. Für die Fettwiesenarten der Gruppe V ander-

seits liegt das Schwergewicht mit 54 % aller Gruppenmitglieder im Arealteil 1; weitere 30 % stammen aus dem Arealteil 5. In beiden Gruppen wurden also trotz unterschiedlicher Verteilung mit 88 % und 84 % ein ähnlicher Anteil der Gruppenmitglieder in den Fettwiesen gefunden. Weitere Vergleiche lassen sich mit Hilfe von Tab. 4 vornehmen:

In Gruppe IV dominiert die Art 4, Stenus canaliculatus Gyll. Er wurde ausschliesslich in den Fettwiesen gefunden, zu 90 % im Arealteil 5 und zu 10 % im Arealteil 1. Von den anderen Gruppenmitgliedern der Arten Stenus providus Er., Stenus circularis Grav., Paederus caligatus Er. und Oxytelus tetracarlinatus (Block) wurden 68 % im Arealteil 5 und ebenfalls 10 % im Arealteil 1 gesammelt, der Rest zu 12 % im Wald und zu 11 % in der nächstgelegenen Streuwiese (Arealteil 3).

In Gruppe V dominiert die Art 10, Trogophloeus subtilicornis Roub. Er wurde in allen Arealteilen gefunden, jedoch zu 85 % in den Fettwiesen und zwar im Verhältnis 5 : 4 auf die Arealteile 1 und 5 verteilt. Während Philonthus atratus (Grav.) noch etwa zu gleichen Anteilen in Arealteil 1 und 5 gefunden wurde, beträgt dieses Verhältnis für Scopaeus laevigatus (Gyll.) etwa 1 : 2.

Von den anderen Gruppenmitgliedern Oxytelus rugifrons Hochh., Oxytelus rugosus var. pulcher Grav., Stenus boops Ljungh, Philonthus fuscipennis (Mannh.), Staphylinus dimidiaticornis Gemm. und Ocyus olens (Müll.) wurde mit 65 % der grösste Anteil im Arealteil 1 gesammelt (von O. olens gar 97 %); weitere 18 % stammen aus dem Arealteil 5. Der Rest verteilt sich auf die Arealteile 2 und 3 mit 4.5 % und 7.5 % sowie auf den Wald mit 4 %.

Im allgemeinen kann daher den Arten der Gruppe V, von O. olens abgesehen, eine bessere Diffusionsleistung zugesprochen werden als den Arten der Gruppe IV.

Diese Resultate zeigen, dass die oben erwarteten Gruppen tatsächlich erkannt werden können und zwar obwohl sich viele Arten - aus ganz verschiedenen Gruppen stammend - in den Wiesen treffen. Ausserdem konnten gewichtige qualitative Unter-

schiede zwischen den Gruppen aufgezeigt werden. Dieses gute Unterscheidungsvermögen wirft die Frage auf, ob den Mitgliedern verschiedener Gruppen auch unterschiedliche Vorzugsbereiche im Nischenraum zugeordnet werden können. Auf diese Frage wird im folgenden Abschnitt näher eingegangen.

4.3. Optimum- und Vorzugsbereiche der Artengruppen entlang einzelner Nischendimensionen

Um die Optimumbereiche der einzelnen Arten entlang der vorne beschriebenen Nischendimensionen zu finden, analysierte ich die Häufigkeitsverteilung entlang jeder Nischendimension; und um Präferenzen für höhere oder tiefere Dimensionswerte festzustellen, führte ich für alle Arten eine multivariable Regressionsanalyse durch. Ich verwendete hierzu das Computerprogramm SPSS RO5. Von der Regressionsgleichung beachtete ich nur die erste Variable. Wenn sie gesichert war, bezeichnete ich den entsprechenden im Streudiagramm gefundenen Optimalbereich als Vorzugsbereich. Für die aus Abbildung 6 hervorgegangenen Gruppen sind diese Optimal- und Vorzugsbereiche in Tabelle 11 zusammengefasst. Falls sich für mindestens ein Gruppenmitglied eine gesicherte negative Regression, also ein Vorzugsbereich bei niedrigen Dimensionswerten, ergab, wurde dies mit einem (-) gekennzeichnet, und umgekehrt wurde ein Vorzugsbereich bei hohen Dimensionswerten mit (+) bezeichnet.

Die Waldarten der Gruppe I fallen auf durch niedrige Vorzugsbereiche entlang der L-Dimension. Die negative Regression auf diese Dimension erklärt bis zu 66 % der Varianz. Unter den "Wiesenarten" unterscheiden sich die Gruppen II und III von den Gruppen IV und V entlang der Dimensionen T, F und N. 7 von 14 Arten der Gruppen IV und V tendieren zu hohen T-Werten, wodurch bis zu 59 % der Varianz erklärt sind; weitere drei Arten tendieren zu hohen N-Werten, wodurch bis zu 31 % der Varianz erklärt sind. Entlang der Dimension F sind Optima im Bereich 5

Nischen- dimension	Artengruppe				
	I	II	III	IV	V
L	5.5 - 6 (-)	7	6 - 7	7	7
T	5	5	5	7 (+)	6 - 6.5 (+)
K	3.5 - 4	3	3 - 3.5	3 - 3.5	3
F	5/8.5	7.5	9	5	5.5 - 7
R	7	7.4	7	7	2.5/7
N	5 - 5.5	3 (-)	5	7 - 8 (+)	5 - 6.5 (+)
W	1/2	1.3	2 (+)	1	1 - 1.6

Tab. 11: Optimal- oder Vorzugsbereiche der Gruppenmitglieder entlang der berücksichtigten Nischendimensionen. (-) kennzeichnet einen tiefen und (+) einen hohen Vorzugsbereich (Erklärung im Text). Durch Schrägstrich getrennte Zahlen bezeichnen zwei Optimumbereiche.

bis 7 festzustellen. Entlang der Nischendimensionen N, F und T finden sich die Arten der Gruppe V über einen grösseren Bereich verteilt als die Arten der Gruppe IV. Ihre Tendenz nach hohen T- und N-Werten ist abgeschwächt, und es wird wesentlich mehr Feuchtigkeit toleriert. Um den relativen Einfluss der einzelnen Dimensionen auf die Artentrennung zu schätzen, betrachtete ich die Assoziationsniveaux in Abbildung 6. Diejenige Dimension, deren Werte sich auf einem Assoziationsniveau am stärksten unterscheiden, erachte ich wiederum als die wichtigste, und ihr Einfluss ist um so stärker, je geringer das zugehörige Assoziationsniveau ist. Die relative Stärke der Einflüsse wird in der nachstehenden Aufzählung durch die Reihenfolge zum Ausdruck gebracht. Die Artentrennung erfolgt auf dem Niveau

a) entlang der L-Dimension,

- b) entlang der N-, F- und T-Dimension,
- c) entlang der N- und F (W)-Dimension,
- d) entlang der N- und F-Dimension.

Dieses Ergebnis bestätigt grundsätzlich die Ergebnisse aus der Diversitätsanalyse, zeigt aber viel deutlicher, dass neben dem Licht- der Nährstoff- und Feuchtigkeitfaktor für die meisten Arten wichtige Nischendimensionen darstellen. Demgemäss ist für die "Streuwiesenart" Stahpylinus erythropterus der Gruppe II ein möglichst niedriger Stickstoffwert charakteristisch, während die "Waldrandarten" Stenus europaeus und Elaeothetus laeviusculus der Gruppe III für Nassstandorte kennzeichnend sind. Die "Fettwiesenarten" der Gruppe IV andererseits scheinen stark an sehr nährstoffreiche und trockene Standorte gebunden zu sein. Immerhin, verglichen mit Gruppe IV, sind die Arten der Gruppe V entlang der Stickstoff- und Feuchtigkeitsdimension in einem grösseren Wertebereich zu finden (Tab. 11). Ihr Umweltspektrum ist also weiter. Mithin beträgt ihr Anteil an der Streuwiesenfauna im Arealteil 2 32 % und im Arealteil 3 22 %. Die Arten der Gruppe IV andererseits sind nur im Arealteil 3 mit 7 % vertreten. Diese Unterschiede gehen Hand in Hand mit der obenerwähnten grösseren Diffusionsfähigkeit der Arten aus Gruppe V.

DISKUSSION

1. Die Lebensgemeinschaften in verschiedenen Biotopen

Obwohl das wissenschaftliche Sammeln und Bestimmen der Staphyliniden an sich schon einen grundlegenden und wesentlichen Beitrag zur Kenntnis der Staphylinidenfauna im schweizerischen Mittelland darstellte, liegt der tiefere Sinn derartiger Untersuchungen im Bestreben, ökologische Eigenschaften von Lebensgemeinschaften miteinander zu vergleichen und zu verstehen (MARGALEF, 1968). Oft genügt dazu die Bestimmung der Diversitätsindizes. Unterschiede werden allerdings nur dann gut erkennbar, wenn die Diversitätsmessung vorwiegend auf den Abundanzmustern von Arten mit mittlerer Individuenhäufigkeit beruht, und sehr häufige oder seltene Arten nicht ins Gewicht fallen (KEMPTON, 1979). Die positive Korrelation zwischen Käferdiversität und Artenzahl (Tab 5) zeigt, dass die Diversität durch die Individuenhäufigkeit wenig beeinflusst wird; ähnliches gilt für die Pflanzen (Tab. 5); dies obwohl der von mir verwendete Shannon-Wiener-Index die sehr häufigen Arten etwas stärker bewertet.

Die Erklärung liegt wohl in der Tatsache, dass die Individuenhäufigkeiten der Arten nie sehr grosse Zahlen erreichen, wodurch sich die Anwendung dieses Diversitätsindexes rechtfertigt.

Um nun die untersuchten Lebensgemeinschaften zu vergleichen, sind folgende Ergebnisse von besonderem Interesse:

- a) Mit der Käferdiversität nimmt nicht nur die Anzahl Arten (s) (richness) zu, sondern - wider Erwarten - auch die Anzahl Individuen pro Art (N_i) (Abundanz) und der mittlere Artenoverlap ($H_b(A)$).
- b) Die Staphylinidendiversität und die Pflanzendiversität verhalten sich - ebenfalls entgegen der allgemeinen Erwartung - invers zueinander.

Eigentlich wäre nach der Theorie der "diffusen Konkurrenz" (MacARTHUR, 1972) bei zunehmender Käferdiversität (a) sowohl eine abnehmende Abundanz als auch ein abnehmender Artenoverlap zu erwarten (PIANKA, 1976), falls die Umweltbedingungen etwa gleich bleiben. Die gefundenen Korrelationen entsprechen jedoch vielmehr der Beobachtung von HANSKI und KOSKELA (1978) bei carnivoren Staphyliniden. Sie fanden eine starke Korrelation zwischen Abundanz und totalem Nischenoverlap und zwar auch für Tiere ähnlicher Grösse. Sie glauben daher, dass die Theorie von der "diffusen Konkurrenz" hier nicht greift, sondern andere Faktoren entscheidend sind. So wäre denkbar, dass erstens Konkurrenz überhaupt keine Rolle spielt, zweitens, dass "patchiness" Koexistenz ermöglicht, oder drittens, dass die Nischen im "Jahreszeit-Habitat - Sukzessions - Raum" festgelegt sind (HANSKI und KOSKELA, 1977). Auf die beiden ersten Möglichkeiten konnte in der vorliegenden Arbeit näher eingegangen werden.

Die Frage nach Konkurrenz steht in enger Beziehung zur Frage nach den Nahrungsgrundlagen und damit nach der "carrying capacity". Ist diese genügend gross, so kann eine allfällige interspezifische Konkurrenz vernachlässigt werden, insbesondere, da den einzelnen Tieren eine bestimmte Interaktions- oder Konkurrenzkapazität zugestanden werden kann (MacARTHUR, 1972; PIANKA, 1975). Bei zunehmender "carrying capacity" könnte deshalb trotz zunehmender Individuendichte der Artenoverlap wie festgestellt zunehmen. Somit stellt sich die Frage, ob den Unterschieden in der Staphylinidendiversität Unterschiede in der Nahrungsmenge entsprechen. Als Nahrungsgrundlage sind primär herbivore Arthropoden anzusehen (EVANS und MURDOCH, 1968; PUTHZ, 1971b; EAST, 1974; SOLHØY et al., 1975; ERNSTING, 1977 u.a.m). Die Produktion der herbivoren Arthropoden ihrerseits hängt im wesentlichen von der Primärproduktion ab. Dies wird von HAIRSTON et al., (1960) und von PULLIAM et al., (1968) zwar bezweifelt, doch kann von der gesamten pflanzlichen Biomasse nur ein kleiner Anteil ausgenutzt werden (FEENEY, 1979). Dementsprechend fanden EVANS und MURDOCH (1968), dass sich 86 % aller adulten herbivoren Arthropoden von Blütenteilen ernährten. Krautige Pflanzen sind dabei

ergiebigere als Gräser (PIMENTEL et al., 1975). Wenn solche Tiere zwischen Spross und Boden wandern (KUGELBERG, 1977), sind sie für die bodenlebenden Coleopteren als Beute erreichbar. Damit wäre die Nahrungsmenge für die Staphyliniden indirekt von der Primärproduktion abhängig.

Das Ergebnis (b) bedeutet also, dass die Staphylinidendiversität - und auch alle anderen Parameter unter (a) - mit der Primärproduktionsrate positiv korreliert ist. Diese Beziehung stimmt überein mit den experimentellen Ergebnissen von HURD et al., (1971); sie zeigten, dass in Wiesen bei einer Steigerung der Primärproduktion nach Düngung die Diversität der Vegetation wohl abnimmt, hingegen bei herbivoren und carnivoren Arthropoden sowohl Produktivität als auch Diversität zunehmen. Offensichtlich besteht diese Abhängigkeit auch bei Drosophiliden (SHORROCKS, 1975); und TERAGUCHI et al., (1981) äusserten sich kürzlich zusammenfassend dahin, dass die Insektendiversität nicht so sehr durch klimatische Bedingungen, sondern in erster Linie durch die Pflanzendichte beziehungsweise die Beutediversität und -abundanz bestimmt wird.

Interessant ist in diesem Zusammenhang WITKOWSKI's (1978) Untersuchung an Rüsselkäfern in Wiesen. Darin zeigt sich eine starke positive Korrelation zwischen Artenzahl, Artendiversität und relativer Abundanz (berechnet als evenness index). Im Gegensatz zu den Staphyliniden ist die Diversität der Rüsselkäfer ebenfalls stark positiv korreliert mit der Diversität der Wirtspflanzen; diese wird jedoch durch die evenness bestimmt, und nicht durch die Anzahl Pflanzenarten. Die Abhängigkeit der Diversität der futterspezifischen Rüsselkäfer von der relativen Abundanz der Futterpflanzen ist meines Erachtens Ausdruck der Abhängigkeit von der Menge verwertbarer Pflanzennahrung.

All diese Ergebnisse passen in den Rahmen der Produktivitätshypothese von CONNELL und ORIAS (1949), wonach die Diversität von der Produktivität abhängt. Den physiologischen Hintergrund dieser Abhängigkeit bildet die energetische Abhängigkeit der larvalen Entwicklung und Ueberlebensrate, sowie Fekundität und Reproduktionsrate der Räuber (HASSELL, 1976).

Eine derartige Abhängigkeit scheint für die Spinnenfauna in vergleichbaren Biotopen jedoch nicht zu bestehen, denn nach MAURER (1975) ist die Spinnendiversität positiv korreliert mit der Pflanzendiversität. PALMGREN und BISTRÖM (1979) kommen auf Grund ihrer Ergebnisse ausserdem zum Schluss, dass bodenlebende Spinnen und Staphyliniden unterschiedliche Nischenräume besetzen. Mit Blick auf den unterschiedlichen Körperbau ist dies einleuchtend; gleiches gilt ja auch für die Nischentrennung von Staphyliniden und Carabiden (BLUM, 1976). Interessanterweise findet MAURER (1975), dass sich die Käferdiversität gleich wie die Spinnendiversität verhält, wobei die Käferfauna weitgehend aus Carabiden besteht.

2. Abiotische Faktoren, die die Zusammensetzung der Staphylinidenfauna beeinflussen

Bekanntlich kann auch für die Arthropoden die Raumstruktur ein wichtiges artentrennendes Element darstellen (PEARSON und WHITE, 1964; SHORROCKS, 1974; BAUER et al., 1977; THIELE, 1976; PALMGREN und BISTRÖM, 1979). Für die hier untersuchten Staphyliniden scheint sie jedoch keine entscheidende Rolle zu spielen, wie aus der Clusteranalyse hervorgeht. Die Fallenplätze 405 - 508 beispielsweise, gruppiert aufgrund der faunistischen Aehnlichkeitsverhältnisse (Abb. 4), umfasst sämtliche Arealteile, also völlig verschiedene Vegetationsstrukturen. Auf der anderen Seite weisen Fallenplätze mit ähnlicher Vegetation (Abb. 3) eine völlig verschiedene Käferzusammensetzung auf, z.B. die Fallenplatzgruppen 402 - 404 und 508 - 106.

Da die Gruppenbildung aufgrund der Käferzusammensetzung durch die Anzahl Arten und Individuen, also die Diversität, insbesondere aber durch die inselartigen Unterschiede (patchiness) beeinflusst wird, habe ich unter anderem die Rolle der Umweltfaktoren Licht (L), Stickstoff (N), Feuchtigkeit (F) und Temperatur (T) für die Artenzusammensetzung untersucht. Ich habe mich dazu zweier grundsätzlich verschiedener Methoden bedient:

Die Diversitäts-Differenz-Analyse nach SHORROCKS (1974) ermöglichte wohl eine schnelle Uebersicht, aber sie erwies sich eigentlich als ungeeignet, da die untersuchten Faktoren weitgehend voneinander abhängig sind. Wesentlich informativer erwies sich die Kombination von Artenassoziations-Analyse und der Analyse von Streudiagrammen entlang der einzelnen Umweltfaktoren und von entsprechenden Regressionsrechnungen.

Die einschneidendsten Unterschiede in der Artenzusammensetzung wurden bei verschiedenen Lichtverhältnissen gefunden (Tab. 12). Unter diesem Einfluss liess sich eine Gruppe I ausgesprochener "Waldarten", Stenus humilis (Er.); Arpedium quadrum (Grav.) und Lathri-maeum atrocephalum (Gyll.) von einem überwiegendem Mehr an Wiesenarten absondern.

Wie in zahlreichen Labor- und Felduntersuchungen nachgewiesen wurde (TISCHLER, 1948; EGHTEDAR, 1968; THIELE, 1964, 1973), stellt die Ausrichtung nach dem Lichtangebot bei der Biotopwahl vieler Arthropoden einen wichtigen Faktor dar. Je nach den anatomisch-physiologischen Voraussetzungen ist beispielsweise Helligkeit für den Beuteerwerb ausschlaggebend (BAUER et al., 1977). Der Lichtfaktor hat aber auch ganz allgemein eine stark physiologische Wirkung auf die verschiedensten Organsysteme der Tiere (KUHN, 1960); so wird die Gonaden-, Ei- und Larvenentwicklung von Philonthus fuscipamis Mannh. (EGHTEDAR, 1968), die Nahrungssuch-Aktivität von Ocytus olens-Larven (ORTH et al., 1975) oder die tagesrythmischen Wanderungen von herbivoren Arthropoden zwischen Boden und Blüten durch Licht beeinflusst (KUGELBERG, 1977). Die verschiedenen physiologischen Wirkungen schlagen sich mithin in ausgeprägten Präferenzen nieder (THIELE, 1964). Für die beiden "Waldrandarten" der Gruppe III, Stenus europaeus Puthz und Euaesthetus laevisculus Mannh. scheint mir deshalb neben dem vorzugsweise staunassen Standort auch der Halbschatten des Waldrands bedeutungsvoll zu sein.

Bei den ausgesprochenen "Wiesenarten" der Gruppen II, IV und V kann die Art Staphylinus erythropterus L. innerhalb einem Stickstoffgradienten einem absoluten Minimum und die Arten der Gruppe IV einem Maximum zugeordnet werden. Etwas geringer sind die Stickstoffwerte bei der Gruppe V (Tab. 12). Staphylinus

erythropterus L. ist von den 20 untersuchten Arten die einzige ausgesprochene "Streuwiesenart". Wie bereits dargelegt, bestimmt der Stickstoffgradient die "carrying capacity" für die Staphyliniden und beeinflusst so als wichtiger biotischer Faktor die Dispersionsmuster der Arten.

Die Diffusionsfähigkeit der Käfer andererseits hängt von der Nährstoff- und Feuchtigkeitstoleranz, der Nischenbreite, ab. Diese erlaubt einigen Fettwiesenarten der Gruppe V besser als den Arten der Gruppe IV in andere Arealteile einzudringen. Diese Einwanderer machen die Streuwiesenfauna im Grunde genommen zu einer verarmten Fettwiesenfauna (Tab. 10.).

Untersuchungen über die Ansprüche einzelner Staphylinidenarten an bestimmte Nischendimensionen sind mir nur wenige bekannt, etwa die Arbeiten von LIPKOW (1966), KASULE (1968), EGHTEDAR (1968), LUFF (1968), KOSKELA (1972), ORTH et al. (1975). RENKEN (1956) bemerkte in diesem Zusammenhang: "... viele Staphyliniden werden als Ubiquisten bezeichnet, mangels erkennbarer Biotopbindung, die aber auf kleinem Raum doch eine deutliche Abhängigkeit von Milieufaktoren zeigen". Die vorliegende Analyse gibt somit für die meisten der ausgewählten Arten erstmals einen qualitativen Hinweis auf ihre Position in Freilandnischen.

Ihre Eignung als Bioindikatoren kann hier aber weder für die einzelnen Arten noch für die Gruppen entschieden werden. Weitere Abklärungen wären nötig. Die Umstände hierfür wären günstig, weil im Untersuchungsgebiet durch Melioration die Feuchtigkeitsverhältnisse verändert wurden.

Schliesslich zeigt auch die vorliegende Arbeit, dass eine möglichst heterogene Landschaft (auch wenn anthropogen genutzt) wegen ihrer vielen Randgebiete einen hohen ökologischen Wert besitzt.

Zusammenfassung

Ein Areal mit zwei Fettwiesen, zwei Streuwiesen und einem Waldstück wurde mit Hilfe von Barberfallen auf ihre Kurzflüglerfauna (Staphylinidae) untersucht.

Die Artenzusammensetzung unterschied sich nicht nur zwischen verschiedenen Arealteilen, sondern auch zwischen Fallenplätzen des gleichen Arealteils. Die Raumstruktur kann somit für die Artentrennung keine entscheidende Rolle spielen; hingegen erwiesen sich Licht, Nährstoffgehalt, Feuchtigkeit und Temperatur als wichtige Dimensionen zur Lokalisierung der Arten im Nischenraum.

Die Diversität der Staphyliniden war positiv korreliert mit dem mittleren Artenoverlap und negativ korreliert mit der Pflanzendiversität. Darin manifestierte sich das Fehlen von interspezifischer Konkurrenz und die indirekte Abhängigkeit der Staphylinidendiversität von der Primärproduktivität.

LITERATUR-VERZEICHNIS

- ALATALO, R. und ALATALO, R., 1977. Components of diversity: Multivariate analysis with interaction. Ecology 58(4): 900 - 906.
- BARBER, H.S., 1931. Traps for inhabiting insects. J. Elisha Mitchell scientific Soc. 46: 259 - 266.
- BAECHLI, G., 1979. Quantitative methods for population analysis applied to a *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) collection. Aquilo Sev. Zool. 20: 33 - 40.
- BAUER, T., BRAUNER, U. und FISCHERLEITNER E., 1977. The Relevance of the Brightness to Visual Acuity, Predation and Activity of Visually Hunting Ground-Beetles (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 30: 63 - 73.
- BENICK, L., 1952. Pilzkäfer und Käferpilze. Oekologische und statistische Untersuchungen. Acta Zool Fennica 70: 1 - 250.
- BLUM, J.P., 1976. Vergleichende funktionsmorphologische anatomische und ethologische Untersuchung zur Kurzelytrikeit und Abdomenbeweglichkeit der Staphyliniden. Diss. Universität Freiburg i.Br.
- CHAPMAN, S.B., 1976. Physiological Ecology and Plant Nutrition. In: S.B. CHAPMAN (ed.): Methods in Plant Ecology, 157 - 228. Blackwell, Whitefriars Press Ltd. London.
- CONNELL, J.H. und ORIAS, E., 1964. The ecological regulation of species diversity. Amer. Natur. 98: 399 - 414.
- CULVER, D.C., 1970. Analysis of simple cave communities: niche separation and species packing. Ecology, 51: 949 - 958.
- DIETL, W. (1979): Die Kartierung des Pflanzenstandortes und der Futterbaulichen Nutzungseignung von Naturwiesen. Manuskript, Eidg. Forsch.anst. landw. Pflanzenbau, Reckenholz, Zürich.
- EASON, E.H., 1964. Centipedes of the British Isles. F. Warne, London.

- EAST, R., 1974. Predation on the soil-dwelling stages of the winter moth at Wytham Woods, Berkshire. *J. Anim. Ecol.* 43(3): 611 - 626.
- EGHTEDAR, E., 1968. Untersuchungen über die Biologie und Oekologie von Philonthus fuscipennis Mannh. und Oxytelus rugosus Grav. (Col. Staphylinidae) und die Empfindlichkeit von Philonthus fuscipennis Mannh. und Tachyporus hypnorum L. gegenüber Insektiziden; ein Beitrag zur Frage der integrierten Schädlingsbekämpfung im Rapsbau. Diss. Universität Kiel.
- ELLENBERG, H., 1974. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica* 9: 1 - 97.
- ELLENBERG, H. und KLOETZLI, F. (1972): Waldgesellschaften u. Waldstandorte der Schweiz. *Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Vers. wes.*, 48(4): 587-930.
- ERNSTING, G. 1977. Effects of Food Deprivation and Type of Prey on Predation by Notiophilus biguttatus F. (Carabidae) on Springtails (Collembola). *Oecologia* 31: 13 - 20.
- EVANS, M.E.G., 1969. The Surface Activity of Beetles in a Northern English Wood, *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 18: 247 - 262.
- EVANS, F.C. und MURDOCH, W.W., 1968. Taxonomic Composition, Trophic Structure and Seasonal Occurrence in a Grassland Insect Community. *J. Anim. Ecol.*, 37: 259 - 273.
- FEENY, P., 1970. Seasonal changes in Oak Leaf Tannins and nutrients as a case of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51(4): 565 - 581.
- HAIRSTON, N.G., SMITH, F.E., und SLOBODKIN, L.B., 1960. Community structure, population control and competition. *Amer. Natur.* 94: 421 - 425.
- HANSKI, J. und KOSKELA, H., 1977. Niche Relations among dung-inhabiting Beetles. *Oecologia (Berl.)* 28: 203 - 231.

- HANSKI, J. und KOSKELA, H., 1978. Stability, abundance and niche width in the beetle community inhabiting cow dung. *Oikos* 31: 290 - 298.
- HASSELL, M.P., 1976. Arthropod Predator-Prey Systems. In: R.M. MAY (ed.), *Theoretical Ecology: Principles and applications*. 71 - 93, Blackwell, Oxford.
- HEATWOLE, H. und LEVINS, R., 1972. Trophic structure stability and faunal change during recolonization. *Ecology*, 53: 531 - 4.
- HURD, L.E., MELLINGER, M.V., WOLF, L.L., McNAUGHTON, S.J., 1971. Stability and Diversity at Three Trophic Levels in Terrestrial Successional Ecosystems. *Science* 173: 1134 - 1136.
- HUTCHINSON, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415 - 427.
- KASULE, F.K., 1968. Field Studies on the Life-Histories of some British Staphylinidae (Coleoptera), *Trans. Soc. Brit. Ent.* 18: 49 - 80.
- KEMPTON, R.A., 1979. The Structure of Species Abundance and treasurement of Diversity. *Biometrics* 35, 307 - 321.
- KLOETZLI, F. (1969): Die Grundwasserbeziehungen der Streu- und Moorwiesen im nördl. Schweizer Mittelland. *Beitr. Geobot. Landesaufn.*, 52: 296 S.
- KOSKELA, H., 1972. Habitat Selection of dung-inhabiting Staphylinids (Coleoptera) in relation to age of the dung. *Ann. Zoo. Fennici* 9: 156 - 171.
- KUGELBERG, O., 1977. Distribution, feeding habits and dispersal of Lygaeus equestris (Heteroptera) larvae in relation to food supply. *Oikos*, 29(3): 398 - 406.
- LAUTERBACH, A.W., 1964. Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. *Abh. Landesmus. Naturkde. Münster* 26(4): 1 - 103.

- LIPKOW, E., 1966. Biologisch-ökologische Untersuchung über Tachinus rufipes (Col., Staphyl.). Pedobiologica 6, 140 - 177.
- 1968. Zum Eiablage-Verhalten der Staphyliniden. Pedobiologica 8, 208 - 213.
- LOHSE, G.-A., 1974. Staphylinidae. In: FREUDE, HARDE, G.-A. LOHSE (eds.). Die Käfer Mitteleuropas. Krefeld.
- LUFF, M.L., 1968. The abundance and diversity of the beetle fauna of grass tussocks. J. Anim. Ecology, 37, 189 - 208.
- MACARTHUR, R.H., 1972. Geographical ecology: Patterns in the Distribution of Species. Harper and Row. New York.
- MARGALEF, R., 1968. Perspectives in Ecological Theory. Univ-Chicago Press, Chicago.
- MAURER, R., 1974. Die Vielfalt der Käfer- und Spinnenfauna des Wiesenbodens im Einflussbereich von Verkehrsimmissionen. Oecologica (Berl.) 14, 327 - 351.
- 1975. Epigäische Spinnen der Nordostschweiz I. Mitt. Schw. entom. Ges., 48: 358 - 376.
- MAY, R.M., 1976. Patterns in Multi-Species Communities. In: R.M. MAY (ed.), Theoretical Ecology: Principles and applications: 142 - 162. Blackwell, Oxford.
- ORTH, R.E., MOOR, J., FISHER, T.W. und LEGNER, E.F., 1975. Biological notes on Ocypus olens (Müll.) (Col, Staphylinidae), a predator of brown garden Snail, with descriptions of the Larva and pupa. Psyche j. ent. 82: 292 - 299.
- OSCHMANN, M., 1973. Untersuchungen zur Biotopbindung der Orthopteren. Faun. Abh. (Dresden) 4(21): 177 - 200.
- OTREMBNIK, Ute, 1978. Untersuchungen zur Spinnenfauna der Altrheinlandschaft um Grietherbusch/Niederrhein. Abhandl. Landesmus. Naturk. Münster, Westfalen 40(1).
- PALMGREN, P. und BISTRÖM O., 1979. Populations of Aranae (Arachnoidea) and Staphylinidae (Coleoptera) on the floor of a primeval forest in Mänthyharju, southern Fin-

- land. Ann. Zool. Fennici, 16: 177 - 182.
- PEARSON, R.G. und WHITE, E., 1964. The phenology of some surfache-active arthropods of moorland country in North-Wales. J. Anim. Ecol. 33: 245 - 253.
- PIANKA, E.R., 1974. Niche overlap and diffuse competition. Proc. Natl. Acad. Sci., U.S., 71, 2141 - 5.
- 1975. Niche Relations of Desert Lizards. In: CODY, M.L., and DIAMOND, J.M. (eds.): Ecology and Evolution of Communities. Belknap Press Harvard Univ. Press, Cambridge.
 - 1976. Competition and Niche Theory. In: MAY, R.M. (ed.), Theoretical Ecology: Principles and appalications. 114 - 141. Blackwell, Oxford, London.
- PIELOU, E.C., 1969. An Introduction to Mathematical Ecology. Wiley, New York.
- 1972. Niches width and overlap: a method for measuring them. Ecology 53: 687 - 692.
 - 1975. Ecological Diversity. Wiley, New York.
- PIMENTEL, D., LEVIN, S.A. und SOANS, A.B., 1975. On the evolution of energy balance in some exploiter-victim systems. Ecology 56: 381 - 390.
- PULLIAM, H.R., ODUM, E.P. und BARRETT, G.W., 1968. Equitability and Resource Limitation. Ecology 49, 772 - 774.
- PUTHZ, V., 1971. Kritische Faunistik der bisher aus Mitteleuropa bekannten Stenus-Arten nebst systematischen Bemerkungen und Neubeschreibungen. Entom. Blätter 67(2): 74 - 121.
- 1971. Revision der afrikanischen Steninenfauna und Allgemeines über die Gattung Stenus LATREILLE (Coleoptera, Staphylinidae). (56. Beitrag zur Kenntnis der Steninen). Ann. Mus. Afrique centr., Tervuren, Belgique, in -8^o, Zool., 197: 1 - 370.
 - 1974. Was ist Stenus rogeri KRAATZ; 1857? Eine bibliographische + Typenstudie; 145. Beitrag zur Kenntnis der Steninen (Col. Staphylinidae). Beitr. Ent., Berlin 24(5/8), 311 - 314.
- REITTER, E., 1909. Fauna germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches 2. Stuttgart, K.G. Lutz, 392 pp., 80 Taf.

- RENKEN, W., 1956. Untersuchungen über Winterlager der Insekten. 2. Morph. ökol. Tiere 45, 34 - 106.
- ROEBER, H., 1951. Die Dermapteren und Orthopteren Westfalens in ökologischer Betrachtung. Abh. Landesmus. Naturk. Westfalen 14: 1 - 60.
- SEEVERS, C.H., 1965. The Systematics, Evolution and Zoogeography of Staphylinid beetles associated with Army Ants (Coleoptera, Staphylinidae). Fieldiana: Zoology 47(2): 137 - 351.
- SHORROCKS, B., 1974. Niche parameters in domestic species of *Drosophila*. J. nat. Hist. 8: 215 - 222.
- SHORROCKS, B., 1975. The Distribution and Abundance of Woodland Species of British *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). J. Anim. Ecol. 44: 851 - 864.
- SIMBERLOFF, D.S. und WILSON; E.O., 1969. Experimental zoogeography of islands; the colonization of empty islands. Ecology 50: 278 - 296.
- SOLHØY, T., ØSTBYE, E., KAURI, H., HAGEN. A., LIEN, L. und SKAR, H.-J., 1975. Faunal structure of hardangervidda, Norway. In: F.E. WIELGOLASTKI (ed.): Ecological Studies. Analysis and Synthesis, Vol. 17, Part. 2, 29 - 45.
- STEIN, W., 1965. Die Zusammensetzung der Carabidenfauna einer Wiese mit stark wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen. z.Morph. ökol. Tiere 55, 83 - 99.
- TERAGUCHI, S., STENZEL, J., SEDLACEK, J. und DEININGER, R., 1981. Arthropod grass communities: communities in Ohio and Alaska. J. Biogeography 8: 53 - 65.
- THIELE, H.U., 1964. Oekologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coelopteren einer Heckenlandschaft. Z. Morphol. Oekol. Tiere 53: 537 - 586.
- 1968. Was bindet die Laufkäfer an ihre Lebensräume? Naturwissensch. Rundschau 21: 57 - 65.
- 1973. Physiologisch-ökologische Studien an Laufkäfern zur

- Kausalanalyse ihrer Habitatbindung. Verh. Ges. Oekologie Saarbrücken 1973, S. 39 - 54, Thettague 1974.
- 1977. Carabid beetles in their Environments, a study on Habitat Selection by adaption in physiology and behavior. In: D.S. Farner: Zoophysiology and Ecology. Springer, Berlin.
- TISCHLER, W., 1948. Biocönotische Untersuchungen an Wallhecken. Zool. Jb. Syst. 77(1): 283 - 400.
- TRETZEL, E., 1952. Zur Oekologie der Spinnen (Araneae) Autoökologie der Arten im Raum von Erlangen. Sitz. ber. physikal. med. Soz. Erlangen 75: 36 - 131.
- WITKOWSKI, Z., 1978. Correlates of Stability and Diversity in Weevil Communities. Oecologia 37: 85 - 92.

Lebenslauf von Erik Heinrich Alfred Wunderlich

- 1944 geboren am 27. Juli in Melk, Niederösterreich, Bürger von Zürich und Iseltwald/BE.
- 1960 - 1965 Realgymnasium am Kollegium Schwyz/SZ.
- 1965 Maturitätsprüfung Typ C
- 1965 - 1966 Chemiestudium an der ETH Zürich, Abt. IV.
- 1967 Studienwechsel, Beginn des Zoologiestudiums an der Universität Zürich
- 1973 Diplom in Zoologie an der Universität Zürich unter Leitung von Prof. Dr. R. Nöthiger
- 1974 Beginn der Dissertationsarbeit unter Leitung von Prof. Dr. H. Burla
- 1976 Beginn des Studiums für das Höhere Lehramt unter Prof. Dr. O. Woodtli, Universität Zürich
- 1978 Diplom für das Höhere Lehramt in Biologie an der Universität Zürich
- 1971 - 1978 Lehrtätigkeit in Biologie an Fachschule in Zürich und Lehrerseminar in Luzern
- 1979 - Verkauf und Beratung bei der Anwendung radioaktiv markierter Chemikalien in der biologischen und medizinischen Forschung
- 1971 Heirat mit Margrit Friedli von Zürich
- 1974 Geburt des 1. Sohnes
- 1976 Geburt des 2. Sohnes
- 1979 Geburt des 3. Sohnes

Bei folgenden Dozenten besuchte ich Vorlesungen und Kurse:

- ETHZ: D. Arigoni, A. Bander, A. Eschenmoser, F. Kneubuehl, E. Landolt, F. Laves, A. Pfluger, W. Sauter, G. Schwarzenbach
- Uni Z: K. Akert, G. Bächli, E. Batschelet, J. Biegert, H. Burla, P.S. Chen, T. Gasser, M. Greuter, E. Hadorn, F. Hampel, H. Hediger, H. Jungen, S. Kubik, E. Kubli, E. Kuhn-Schnyder, H. Kummer, R. Nöthiger, D. Rost, O. Rohweder, J. Schlitter, W. Stahel, P. Tardent, E. Thomas, M. Viscontini, H. Wanner, R. Wehner, Ch. Weissmann, K. Widmer, O. Woodtli, V. Ziswiler.

